

Über einige neuere Errungenschaften der Phytotomie.

Von F. Hegelmaier.

In den nachfolgenden Zeilen beabsichtige ich eine kurze, lediglich referierende Zusammenstellung der Kenntnisse zu geben, welche seit einer noch geringen Anzahl von Jahren die anatomische Untersuchung vegetabilischer Zellmembranen in Beziehung auf eine spezielle Eigenschaft ihres Baues zu Tage gefördert hat, eine Eigenschaft, deren Nachweis unter allen neueren Resultaten der Phytotomie dazu berufen scheint, auf die Anschauungen von den gegenseitigen Beziehungen der Elementarorgane des Pflanzenleibs und damit auch von vielen Einzelvorgängen des Pflanzenlebens am meisten umgestaltend und berichtigend zu wirken: ich meine das verbreitete Vorkommen sichtbarer Perforationen der Membranen und den dadurch ermöglichten unmittelbaren Zusammenhang der lebendigen Protoplastkörper der Zellen, wodurch diese in eine andere als bloss auf Diffusionsvorgängen beruhende stoffliche Verbindung gesetzt werden. Die ältere Anatomie kannte eine gegenseitige Höhlengemeinschaft bloss für solche aus Zellen hervorgegangener Gewebsteile mancher höheren Pflanzen, welche eben ihre Eigenschaft als Zellen aufgegeben haben und zu Organen bestimmter spezieller Lebenszwecke geworden sind, nämlich die Glieder der wahren Holzgefässe, sowie einer bestimmten Kategorie von Milchsaftröhren. Ja für die behöften Tüpfel der verschiedenen Formen von Tracheen, welche trotz TH. HARTIG'S niemals aufgegebenem Widerspruch von der Mehrzahl der Phytotomen längere Zeit für wirkliche Durchbrechungsstellen gehalten wurden, ist bekanntlich, hauptsächlich durch SANIO, schliesslich gezeigt worden, dass sie in Wirklichkeit durch feine Membranstücke geschlossen sind. Ausser den vorhin genannten, aus Zellenfusionen hervorgehenden Gewebeelementen kamen hauptsächlich nur noch die Siebröhren der Weichbastgewebe als in Kommunikation stehende Elementarorgane in Betracht, seitdem durch TH. HARTIG und NÄGEL das wirk-

liche Durchbrochensein der Siebplatten aufgezeigt worden war. Allein da es fraglich sein konnte, ob oder in wie weit der Inhalt der Siebröhren überhaupt als Zellenleib (organisiertes Protoplasma) und nicht vielmehr als in Wanderung begriffener assimilierter Baustoff betrachtet werden musste, so konnte auch ihr anatomischer Bau nicht als Beleg für das Stattfinden eines wirklichen Zusammenhangs benachbarter Protoplasten in Anspruch genommen werden; und zum mindesten schien dieser anatomische Bau der Siebröhren eine isolierte Erscheinung zu bilden.

Allerdings hatten sich gegenüber den längere Zeit herrschend gewesenen und speziell von der SCHLEIDEN'schen Schule kultivierten Vorstellungen von dem streng individuellen Charakter und der gegenseitigen Abgeschlossenheit der Pflanzenzellen allmählich naturgemässere Anschauungen von dem gegenseitigen Verhältnis der Fächer des Gerüsts einer mehrzelligen Pflanze geltend gemacht; allein es kann nicht geleugnet werden, dass dies zunächst mehr in spekulativer Weise als vom Standpunkt exakter Untersuchung aus geschah, und dass in dieser Hinsicht die Theorie der Erfahrung vorausgeeilt ist. Als eine Konsequenz jener früheren Vorstellungen erscheint es, wenn die Morphologie mehr oder weniger ausdrücklich das Gesamtwachstum mehrzelliger Pflanzen als durch die individuellen Wachstums- und Teilungsthätigkeiten ihrer einzelnen Zellen bedingt ansah, wenn sie diese Zellen zum Teil, wie dies z. B. mit den in vielen Fällen vorhandenen Scheitelzellen geschah, gewissermassen „personifizierte“, und als ein Ausfluss solcher individualisierenden Tendenzen können auch noch wenigstens manche der theoretischen Betrachtungen bezeichnet werden, in welchen sich die vergleichende Morphologie mitunter noch bis in die neueste Zeit ergeht, wenn sie nicht bloss gewisse Zellen bei verschiedenen Gewächsen, sondern selbst bestimmte Scheidewände zwischen solchen homologisiert. Dem gegenüber ist zuerst von HOFMEISTER mit Nachdruck erklärt worden, dass das Wachstum eines zusammengesetzten Pflanzenkörpers als das eines Ganzen ins Auge gefasst werden muss, dass die Wachstums- und Vermehrungsthätigkeit seiner einzelnen Zellen eine Funktion, nicht die Ursache dieses Gesamtwachstums darstellt. Das Wachstum eines solchen Pflanzenkörpers stellte sich jetzt dar unter dem Gesichtspunkt der Wanderung des Protoplasma nach den Wachstumsherden hin, wobei nur der wichtige Umstand ausser acht gelassen wurde, dass die Wege einer wirklichen solchen Wanderung — durch geschlossen gedachte Membranen eines Meristems hindurch — keineswegs er-

sichtlich waren. Durch die lichtvollen Darlegungen von SACUS¹ erhielt der von HOFMEISTER begründete theoretische Standpunkt eine klarere Gestaltung. Die Anordnung der Zellen in wachsenden Pflanzenteilen und die Lage der Scheidewände in ihnen beansprucht jetzt, abgesehen von dem rein anatomischen Interesse, wesentlich noch insofern eine Bedeutung, als sie auf die Verteilung und Lokalisation des Wachstums, durch welches jene Erscheinungen bedingt sind, hauptsächlich ein näheres Licht wirft.

Mehr gelegentlich, aber wiederholt wurden allmählich von verschiedenen Beobachtern solche Erscheinungen verzeichnet, welche eine Wegsamkeit anscheinend geschlossener Zellmembranen für Protoplastmakörper als Erklärungsgrund zu fordern schienen, ohne dass aber die anatomische Grundlage dafür zu liefern gewesen wäre.

Als NÄGELI in seinem gedanken- und hypothesenreichen Buch „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884“² als rein theoretisches Postulat, jedoch unter Berufung auf die bekannte Struktur der Siebröhren, die Ansicht formulierte, dass die Pflanzenzellmembranen nicht bloss von Kanälchen von solcher Weite, dass Eiweissmicelle mit dem nötigen Wasser frei zirkulieren können, durchsetzt sein, sondern auch noch weitere Öffnungen besitzen müssen, welche die strangförmigen Körper seines „Idioplasma“ durchtreten lassen, da waren bereits die ersten positiven Schritte geschehen, welche auf den Nachweis solcher Öffnungen — und zwar nicht solcher, wie sie sich NÄGELI dachte, nämlich von einer ausserhalb der Grenzen der mikroskopischen Wahrnehmbarkeit gelegenen Weite — abzielten. Den ersten Beobachtern musste zunächst das, was sie sahen, als eine auf bestimmte Fälle beschränkte Struktureigentümlichkeit sich darstellen; indem aber die Ausbildung des Untersuchungsverfahrens — methodische successive Anwendung verschiedener erhärtender, quellungserregender und färbender Mittel — vorschritt, so häuften sich damit auch die positiven Befunde, so dass jetzt unschwer zu ahnen ist, in welcher Weise sich das künftige Endergebnis der einschlägigen Forschungen gestalten dürfte. Es ist hier nicht nötig, die Untersuchungsmethoden, wie sie namentlich von TANGL³, GARDINER⁴, HILLHOUSE⁵ und RUSSOW⁶ ausgebildet worden sind, im

¹ Arbeiten d. bot. Inst. Würzb. II (1878), S. 46 ff.

² S. 56.

³ Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XII (1879), S. 170 ff.

⁴ Arb. d. bot. Inst. Würzb. III (1884), S. 52 ff.

⁵ Botan. Centralblatt XIV, 89. 121.

⁶ Sitzungsber. d. Dorpater Naturf. Gesellsch. 1883, Sept.

einzelnen zu beschreiben, zumal da das Verfahren je nach den Objekten etwas variiert zu werden pflegt, und es sei nur bemerkt, dass, wo es sich um die Wahl zwischen frischem und in Alkohol konserviertem Material handelt, dem ersteren im allgemeinen (so weit nämlich nicht das sogenannte Intercellularplasma in Betracht kommt) der Vorzug gegeben wird; dass ferner die Natur des Gegenstandes häufig besondere Kautelen bei der Untersuchung erfordert; dass als vorbereitende Mittel teils Schwefelsäure in verschiedener Stärke, teils Chlorzinkjodlösung für sich oder in Verbindung mit wässriger Jodlösung, und als Färbemittel z. B. Karminlösung und Anilinfarben (wie Hoffmannsviolett und Hoffmannsblau, dieses auch in Verbindung mit Pikrinsäure in Alkohol gelöst) in Anwendung gekommen sind.

Nachdem 1878 BORNET¹ in einer kurzen Notiz bei Florideen einen direkten Zusammenhang des Protoplasma benachbarter Zellen erwähnt hatte, beschrieb kurz darauf TANGEL² einen solchen zwischen den Zellen der Endospermkörper von *Strychnos nux vomica* und zweier Palmen (*Phoenix dactylifera* und *Euterpe oleracea*). Namentlich bei dem erstgenannten Objekt, welches bald hernach mit demselben Resultat von STRASBURGER untersucht wurde, ist es leicht, sich von dem Sachverhalt zu überzeugen. Die Wandungen der inneren, ziemlich stark quellungsfähigen Zellenlagen dieses hornartigen Endosperms sind beträchtlich und gleichmässig geschichtet-verdickt, ohne Porenbildungen und in denjenigen Teilen des Zellumfangs, wo zwei Zellen aneinander grenzen (d. h. mit Ausschluss der Kanten, also der Stellen, wo 3—4 zusammenstossen), von feinen Kanälen durchsetzt, welche sowohl die mächtigen Verdickungsschichten, als die Mittellamelle durchbohren und kontinuierlich von einem Zellulumen zum andern verlaufen. Erfüllt sind sie von feinen Fäden einer mit Jod sich gelb färbenden Substanz, Fortsetzungen der Hüllschichten der Protoplasmakörper der Zellen. Ihre Richtung ist teils gerade, teils leicht bogenförmig gekrümmt, ersteres in der Mittelregion einer Zwischenwand, letzteres um so mehr, je weiter man gegen die Seitenpartien kommt, so dass der ganze Komplex von Kanälchen, so weit sie einer Zwischenwand angehören, eine kurz-tonnenförmige Gestalt gewinnt. Bei den genannten beiden Palmen sind die Zellwandungen des Endosperms ebenfalls beträchtlich, aber unter Porenbildung verdickt, und hier sind es bloss die ziemlich dicken Schliess-

¹ Études physiologiques. Analyses d'algues marines etc. 1878, p. 100.

² a. a. O.

häute dieser Poren, die von Büscheln feiner, die Zellenlumina untereinander in Verbindung setzender Kanälchen durchzogen werden, so dass TANGL diese Endospermgewebe geradezu als mit Siebplatten ausgestattete Parenchyme bezeichnete. Die peripherisch gelegenen Kanälchen jener Gruppen biegen bei der Dattel ebenfalls in der Weise seitlich aus, dass die ganze Gruppe Tonnenform zeigt. In einer neueren Arbeit¹ weist TANGL Protoplasmaverbindungen zwischen den Aleuronschichten der Samen verschiedener Cerealien (Roggen, Weizen, Haber, Gerste, Mais) und den darunter liegenden, Stärke führenden Zellen, und ebenso zwischen den Aleuronzellen selbst nach und sucht aus diesen anatomischen Verhältnissen die Richtung der Stoffbewegungen darzulegen, welche dazu führen, dass die von dem Keim bei der Keimung ausgeschiedene Diastase zu den stärkeführenden Zellen des Endosperms gelangt.

Dass diese in Endospermkörpern nachgewiesenen anatomischen Verhältnisse auch in andern Geweben in weiter Verbreitung vorkommen, ging weiterhin aus den Arbeiten anderer Beobachter, die sich namentlich seit 1883 schnell gehäuft haben, besonders denen der schon oben genannten Autoren hervor. Russow² untersuchte die sekundäre Rinde einer Anzahl von Laubbälzern, unter welchen *Rhamnus Frangula* sich besonders günstig erwies. Die die Zellenmembranen durchsetzenden, plasmatische Verbindungsfäden aufnehmenden Kanälchen finden sich am deutlichsten zwischen aneinandergrenzenden Bastparenchymzellen, sowie zwischen solchen und Baststrahlzellen, schwieriger auffindbar sind sie zwischen den Baststrahlzellen selbst. Gar nicht positiv nachweisbar (vielleicht nur wegen der Qualität der Zelleninhalte) sind die Verbindungen zwischen den Geleitzellen des Weichbasts unter sich und zwischen ihnen und den Siebröhren. In der erstgenannten Gewebeform aber sind die Schliesshäute der Poren der Längswände der Zellen von kleinen Gruppen (meist 3—5) zarter, in der Mitte etwas dickerer, perlschnurförmig-körniger Fäden durchzogen. In den Querwänden sind diese Verbindungsfäden nicht in Gruppen vereinigt, sondern äquidistant, einander parallel und gleichmässig über die ganze Membran verteilt; ferner sind hier die Fäden an gewissen Stellen spindelförmig verdickt, namentlich zeigen sie bei starker Quellung der von ihnen durch-

¹ Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. XCII (1885), Referat von Schimper in bot. Ztg. 1886, Nr. 21.

² a. a. O. S. 565 ff.

setzten Mittellamelle zwei solche, etwa um $\frac{1}{3}$ der ganzen Länge der Fädchen von einander und von ihren Enden abstehende Stellen, welche mit einander und mit den Protoplasmakörpern der zugehörigen Zellen durch feinere Fadenstücke zusammenhängen. Ausser in der Faulbaumrinde findet sich die Erscheinung mit kleinen Modifikationen bei einer ganzen Anzahl anderer Holzarten: *Viburnum Opulus*, *Quercus*, *Acer*, *Econymus*, *Fraxinus*, *Prunus*, *Populus*, *Alnus*, *Aesculus* u. s. w. selbst bei Nadelhölzern (*Pinus*, *Picea*) und bei Kräutern (*Lappa*, *Gentiana*, *Lunaria*, *Humulus*, *Cucurbita* u. a.).

GARDINER¹ untersuchte einerseits die Blattgelenke von Leguminosen (*Mimosa pudica*, *Amicia*, *Robinia*, *Phaseolus multiflorus*) und etliche andere durch stärkere Reizbarkeit ausgezeichnete Pflanzenteile, andererseits die hornartigen Endospermgewebe zahlreicher Pflanzen. Unter den letzteren befanden sich die von TANGI untersuchten Arten, ausserdem aber viele andere: Palmen (im ganzen 54), sowie Repräsentanten aus den Gruppen der Liliaceen (Smilaceen, Melanthiaceen), Amaryllideen, Irideen, Loganiaceen, Hydrophyllen, Myrsineen, Rubiaceen, Leguminosen. Wo die Membranen der Endospermzellen porös verdickt sind, sind es im allgemeinen die Schliesshäute der Poren, durch welche die Verbindungsfäden gehen, mitunter in meridianartigen Ausbiegungen, so dass der ganze Komplex die Form einer an den beiden Polen abgeplatteten Kugel repräsentiert. Die Flächenansicht der Schliesshäute zeigt dem entsprechend feine Punktierungen. Doch gibt es auch Fälle (*Asperula odorata*, *Bentinkiu*, *Lodoicea* und etliche andere Palmen), in welchen ausser den Porenschliesshäuten auch beliebige andere Stellen der verdickten Membranen perforiert sind; und wo Poren nicht vorhanden sind (ausser bei *Strychnos* auch bei *Dioscorea* und *Tamus*), da sind die Durchbrechungen ohnehin an keine bestimmten Stellen gebunden. In den genannten Leguminosen-Blattgelenken stehen nicht bloss die Parenchymzellen, sondern auch die Bastelemente in ihren siebplattenähnlich gebauten Porenschliesshäuten in Verbindung, und zwar durch zahlreiche zarte Protoplasmafäden. In vielen Fällen freilich sind diese Fäden so ausserordentlich fein, dass sie sich der Einzelwahrnehmung entziehen; es kommt vor, dass kaum eine schwache Streifung der betreffenden Membranstellen in die Erscheinung tritt, oder dass selbst nur aus den allgemeinen Tinktionsbefunden auf das Vorhandensein

¹ a. a. O. — Einige andere Publikationen desselben Autors über den gleichen Gegenstand habe ich nicht einsehen können.

von Protoplasma in den Membranen geschlossen werden muss; aber mit allen möglichen Zwischenstufen zwischen diesen Fällen und denen der deutlichen Unterscheidbarkeit der Verbindungsfäden. Geht das Protoplasma aus den Zellen fast ganz verloren, wie im Endosperm von *Phytelphas*, so werden auch die Kanäle fast leer. In gewissen Fällen beschränkt sich die Nachweisbarkeit der letzteren auf bestimmte Gewebsteile; so sind bei *Strychnos* (wie schon TANGL gefunden hat) die äusseren Endospermklagen davon ausgeschlossen, umgekehrt bei einigen Palmen (*Lodoicea*, *Kentia*) die inneren. — Ähnliche Sätze gelten für die plasmatischen Verbindungen in den Blattpolstern, wo dieselben im allgemeinen noch zarter sind. Unter ihnen gibt *Mimosa* die besten Resultate. Es handelt sich hier stets nur um intercellulare Verbindungen durch die Schliesshäute von Poren, welche eine siebplattenartige Struktur besitzen, aber so, dass die zarten Streifungen, welche dieselbe in günstigen Fällen andeuten, auch hier in meridianartigen Ausbauchungen verlaufen und das durchbrochene Membranstück die Gesamtform einer beiderseits abgeplatteten Kugel hat, in der Mehrzahl der Fälle aber der Nachweis der Verbindungen bloss darauf beruht, dass ein gleichgestaltetes Membranstück bei der Tinktion als Protoplasma enthaltend sich erweist. Von sonstigen Objekten, welche mit mehr oder weniger deutlichen positiven Ergebnissen untersucht wurden, sind noch die Bewegungsorgane der Blätter von *Desmodium gyrans*, die Basen der Blattstiele nicht beweglicher Blätter: *Prunus Laurocerasus*, *Aucuba japonica*, *Acer Pseudoplatanus*, *Ilex Aquifolium*, *Aesculus Hippocastanum* und das Blattparenchym von *Dionaea muscipula* zu erwähnen; am unsichersten waren die Ergebnisse in dem Gewebe reizbarer Staubfäden von *Berberis*, *Centaurea* und *Cynara*.

Im wesentlichen übereinstimmende Resultate, zum Teil an denselben Objekten, wie die von RUSSOW und GARDINER untersuchten, erhielten HILLHOUSE¹ (Stengelparenchym und Blattstielbasis verschiedener Gewächse, namentlich *Prunus Laurocerasus*, Winterknospen von *Acer Pseudoplatanus*) und PFURTSCHELLER² (Endosperm verschiedener Palmen- und anderer Samen, auch derer von *Strychnos potatorum*, wo TANGL die Verbindungen nicht finden konnte).

¹ a. a. O.

² Über die Innenhaut der Pflanzenzellen nebst Bemerkungen über offene Kommunikationen zwischen den Zellen, Wien 1884. Mir nur aus dem Referat in Köhne's und Geyley's botan. Jahresber. 1883 bekannt.

Bei den Florideen sind nach SCHMITZ¹ die Scheidewände der Thalluszellen in ihrem Mittelpunkt mit einem kreisförmigen, von einer dünnen Membranlamelle geschlossenen Tüpfel versehen, welchem beiderseits eine dicke, schwer ablösbare Platte sehr dichter Substanz fest anliegt. Beide Platten, welche mit dem wandständigen Protoplasma der betreffenden Zellen direkt zusammenhängen und anscheinend nur den Abschluss des wandständigen Protoplasmaschlauchs bilden, stehen durch zahlreiche Stränge, welche hauptsächlich oder ausschliesslich im Umkreis des Tüpfels (im letzteren Fall einen Hohlzylinder darstellend) die Schliesshaut durchsetzen, in Verbindung. Entsprechende Beobachtungen bei Florideen sind von HICK² gemacht worden. Letzterer Autor gibt an, dass die Verbindung der Protoplasten seltener durch feine Fäden, als durch einen oder einige dicke Stränge stattfindet. Dagegen fand GARDINER³ bei den Florideen stets eine siebförmig perforierte, aus Cellulose bestehende Tüpfelschliessmembran. Nach MASSEE⁴ scheint sich dieser Widerspruch wenigstens für die von ihm untersuchten *Polysiphonia*-Arten dahin zu lösen, dass die Zellenwände bei ihrer Entstehung von einem zentralen, sich in der Folge noch erweiternden Kanal durchbohrt sind, in welchem aber später Ausscheidung eines siebförmig durchbrochenen Cellulosedaphragma stattfindet.

Bei den Koniferen und Cycadeen besitzen nach GOROSCHANKIN⁵ die Archegonium-Zentralzellen (Corpuscula) siebförmig durchbrochene Tüpfel, durch welche ihre Protoplasmakörper mit denen der umgebenden Prothalliumzellen in offener Kommunikation stehen. Das Vorkommen von Tüpfeln selbst auf den Membranen obengenannter Zellen war schon von HOFMEISTER und WARMING erwähnt worden. Bei den Cycadeen sind sie in Gruppen von 15—80 angeordnet und ihre dünnen Schliesshäute nach Art von Siebplatten durchlöchert; unter den Koniferen finden sie sich bei zahlreichen Abietineen, ausserdem bei *Taxus*, *Gingko*, *Dammara*, dagegen nicht bei den untersuchten Cupressineen.

Hatten die seitherigen Beobachtungen bei bestimmten Pflanzen

¹ Unters. über Befruchtung der Florideen (Sitzungsber. der k. Akad. der Wiss. zu Berlin 1883), S. 7.

² Journ. of bot. XXII (1884), Febr.

³ Proc. Cambr. Phil. Soc. Vol. V, p. II, S. 87 ff.

⁴ Journ. Microsc. Soc. ser. II, Vol. IV, p. 1, S. 198 ff. Diese 2 Arbeiten kann ich nur nach den Referaten im botan. Jahresber. 1884 citieren.

⁵ Botan. Ztg. 1883, S. 825.

fast nur eine Form von Zellen bezüglich ihrer plasmatischen Verbindungen im Auge gehabt, so wurde von TERLETZKI¹ bei Gelegenheit anatomischer Untersuchungen über die Vegetationsorgane einiger einheimischen Farne die Frage aufgeworfen, zwischen welchen Kategorien von Elementarorganen solche Verbindungen bestehen, zwischen welchen nicht. Diese Frage wurde bei den Rhizom-Ausläufern, Wurzeln und Blattstielen von *Struthiopteris germanica* in bejahendem Sinn beantwortet für die Zellen des Parenchyms und die Geleitzellen und Siebröhren der Gefässbündel untereinander, sowie für Siebröhren und angrenzende Geleitzellen und die Zellen der Phloëmscheide; in negativem Sinn für alle anderen Gewebsformen: Tracheiden, Sklerenchymfasern, Endodermiszellen, Rindenelemente. Ähnliches gilt für *Pteris aquilina*: im Rhizom, Blattstiel und in der Wurzel stehen die Parenchymzellen, Geleitzellen, Siebröhren und die Phloëmscheidezellen in gegenseitiger offener Verbindung; nur in dem Parenchym der Wurzel soll eine solche nicht nachweisbar gewesen sein. Diese Angaben stehen mit denen RUSROW's für die Laubbölder hauptsächlich nur bezüglich der Verbindungen zwischen Geleitzellen und Siebröhren in Widerspruch: diese Verbindungen konnte RUSROW nicht konstatieren, glaubte sie aber dennoch hypothetisch voraussetzen zu müssen, indem er den ihm selbst aus physiologischen Gründen auffallenden negativen Befund durch die Annahme erklärte, dass die dortigen feinen Öffnungen von homogenen, durchsichtigen und dadurch sich der Wahrnehmung entziehenden Eiweissstoffen erfüllt seien. Jedenfalls erstrecken sich die seither aufgeführten Nachweise einerseits auf eine beträchtliche Anzahl von Pflanzen, anderseits auf eine ganze Anzahl von Gewebsformen, und die weiteren, mir nur im Auszug zugänglichen von SCHAARSCHMIDT² scheinen abgesehen davon, dass sie sich auch auf gewisse Epidermiszellen (*Glaucium*, *Ficus*) und Kollenchymgewebe (*Sambucus* u. a.) erstrecken, gegenüber den vorher erwähnten nichts wesentlich Neues zu enthalten.

Es ist hier noch ein Punkt zu erwähnen, der möglicherweise als indirekter Beleg für das Vorhandensein von Protoplasmafortsätzen innerhalb der Zellwände in Anspruch genommen werden könnte. Wie

¹ Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. II (1884), S. 169, und Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XV, S. 452—501; T. XXVI.

² A protoplastok összeköttetésének etc. M. N. L., Kolozsvár 1884, VIII, S. 17—20; 65—79. Referat in Geyler's und Kühn's bot. Jahresber. 1884, 209.

namentlich von BOWER¹ und von GARDINER², in Anknüpfung an ältere Beobachtungen von PRINGSHEIM, HOFMEISTER und NÄGELI bezüglich der Wirkung stärker zusammenziehender Reagentien, in neuerer Zeit ausführlicher nachgewiesen worden ist, ist es eine verbreitete Erscheinung bei plasmolytischen Versuchen, dass der unter dem Einfluss von Salzlösungen sich zusammenziehende Protoplasmakörper, anstatt abgerundet und ringsum frei den mittleren Teil der Zellhöhlung zu erfüllen, vielmehr durch sehr zahlreiche und sehr feine Fortsätze mit der Zellwand in Verbindung erhalten wird. Diese strahlen von der ganzen Oberfläche des kontrahierten Protoplasmakörpers gleichmässig nach allen Seiten der Zellwand aus ohne Beziehung zu etwaigen Poren derselben und ebenso ohne Rücksicht auf angrenzende Inter-cellularräume: endlich auch nach solchen Seiten, auf welchen die Zellen überhaupt gänzlich frei liegen (wie u. a. auch bei einzelligen und Fadenalgen). Dieser letztere Umstand zeigt nun ohne weiteres, dass man es nicht etwa mit einer Erscheinung zu thun hat (wenigstens der Hauptsache nach), welche darauf beruht, dass Verbindungs-fäden zwischen benachbarten Protoplasten aus ihren Kanälchen herausgezogen werden. Man ist vielmehr auf andere Erklärungen angewiesen und es existieren deren thatsächlich verschiedene, deren Aufzählung nicht hierher gehört, sowie auch eine Erörterung der besonderen merkwürdigen Erscheinung, dass die genannten freien Protoplasmafortsätze erst einige Zeit nach eingetretener Plasmolyse sichtbar, oder wenigstens deutlicher werden.

An die protoplasmatischen Verbindungen zwischen unmittelbar aneinandergrenzenden Zellen schliessen sich ferner die weiteren Beobachtungen verschiedener der schon genannten Autoren an bezüglich der Anwesenheit einer Substanz in Inter-cellularräumen, welche von ihnen für Protoplasma erklärt wird. Es lässt sich nicht leugnen, dass derartige Nachweise, wenn wirklich geliefert, für den Standpunkt der seitherigen phytotomischen Vorstellungen noch mehr Auffallendes, ja Befremdliches haben müssen, nachdem es so lange den Anschein gehabt, als ob die Phytotomie mit der früheren Inter-cellularsubstanz gründlich und definitiv aufgeräumt hätte. Die ersten hierhergehörigen Daten stammen, wenn man von älteren, der gänzlich verschiedenen Auffassung halber kaum hierher zu ziehenden

¹ Quart. Journ. microsc. Sc. Vol. XXIII. Referat von Klebs in bot. Ztg. 1885, S. 588; bot. Jahresber. 1883, S. 145.

² a. a. O. S. 76 ff.

Bemerkungen TH. HARTIG's absieht, von Russow¹, der in vielen Fällen teils die Lumina der Intercellularräume gänzlich erfüllt, teils deren Wände ausgekleidet fand von einer Substanz, die sich gegen Färbemittel (Jod, Anilinfarbstoffe) dem Protoplasma gleich verhält. Dies ist der Fall in den von ihm untersuchten Rinden in der die jüngsten ausgebildeten Elemente enthaltenden Region, ferner in den Blattstielpolstern von *Mimosa*, den Knospenschuppen von *Fraxinus*, dem Rhizom von *Iris* und den Geweben mancher Farne, namentlich Cyatheaceen, auch *Pteris aquilina*; endlich noch in schizogenen sowohl als lysigenen Innenräumen anderer Teile zahlreicher (im ganzen nahe an 100) Pflanzen, wobei nur die verholzten Gewebe und die Harz-, Öl- und Gummigänge eine Ausnahme machen. In alten, dem Absterben nahen Wurzeln von *Lycopus europaeus* sind die intercellularen Belege sogar dicker als die Protoplasma-Wandbelege innerhalb der Zellen. Bestätigende Angaben wurden geliefert von BERTHOLD² für die Rinde einjähriger Zweige verschiedener Laubholzarten (besonders *Ligustrum vulgare*), das Blattgelenk von *Epimedium* u. s. w.; von TERLETZKI³ für Parenchymgewebe des Rhizoms und der Blattstiele zahlreicher Farne. Die Materialien müssen für diesbezügliche Untersuchungen nicht frisch, sondern in Alkohol oder Kaliumbichromat gehärtet angewandt werden; bezüglich der sonstigen anatomischen Beziehungen der fraglichen Substanz bemerkt Russow, dass es ihm nur einmal gelungen sei, bei *Acer* eine Verbindung des Zell- mit dem Intercellularplasma mittels feiner, die Membran durchsetzender Fäden aufzufinden, während TERLETZKI angibt, dass ein entsprechender Zusammenhang sich an verschiedenen Orten und in verschiedenen Fällen habe nachweisen lassen.

Zu all diesem ist zunächst zu bemerken, dass schon seit längerer Zeit Auskleidungen intercellularer Räume bekannt sind, die besonders stark entwickelt sich bei Wasserpflanzen finden, und die seither unbedenklich als cuticulare Bildungen in Anspruch genommen worden waren; ich selbst habe an diesem Charakter derartiger Auskleidungen die mir schon lange bei Gattungen wie *Najas*, *Potamogeton* bekannt waren, nicht den mindesten Zweifel gehabt. Der Nachweis, dass diese Überzüge aus Protoplasma bestehen, scheint mir durch die von Russow betonten Reaktionen gegen Jod und Schwefelsäure, welche eine nicht vollständige Übereinstimmung mit

¹ a. a. O. und Sitzungsab. d. Dorpater Naturf. Ges. VII, 1 (1884).

² Ber. d. deutschen bot. Ges. 1884, S. 20.

³ a. d. aa. Oo.

dem Verhalten der „echten“ Cuticula gegen die genannten Reagentien ergeben, keineswegs geliefert, und andererseits zeigen ja Schichten, die man zur Zeit unter dem Begriff der cuticularen zusammenzufassen genötigt ist, immerhin einen gewissen Spielraum des mikrochemischen Verhaltens. Es ist daher auch bereits von SCHENCK¹ auf Grund der von ihm für eine Reihe solcher Fälle mitgeteilten mikrochemischen Thatsachen eine Auffassung mit Recht verteidigt worden, welche sich der älteren mehr anschliesst und von dieser mehr dem Ausdruck als dem Wesen nach verschieden ist. Es dürften wohl als „Intercellularplasma“ immer noch verschiedene Dinge vermischt worden und in dieser Hinsicht unter anderem auch lokale Desorganisationsprodukte der die Intercellularräume begrenzenden Membranstücke in Betracht zu ziehen sein. Wenn aber auch der Nachweis einerseits einer Verbindung der Zellhöhlen mit Intercellularräumen, andererseits der Anwesenheit einer weichen, nicht unter eine der erwähnten Kategorien fallenden Substanz in diesen Räumen für bestimmte Fälle sich wirklich führen lässt, so wäre doch hiermit der Beweis nicht geliefert, dass die fragliche Substanz den Charakter des Protoplasma an sich trägt und nicht vielmehr nur etwa ein Degradationsprodukt desselben bildet. An den, wie ich glaube, wohl berechtigten Zweifeln in dieser Richtung werden auch die neueren Darlegungen BERTHOLD's² nichts ändern können, da ein Nachweis protoplasmatischer Natur der dort besprochenen Körper in der That nicht gefunden werden kann, um so weniger, als ausdrücklich erwähnt ist, dass eines der wichtigsten Erkennungsmittel eiweissartiger Verbindungen, gegen welches alle die andern mitgeteilten Reaktionen nicht in Betracht kommen könne, mit durchaus negativem Erfolg versucht worden sei, und zwar an einer der Pflanzen, welche als besonders lehrreich angeführt sind, *Aconitum*. — Endlich aber wäre selbst eventuellen wirklichen Protoplasmaansammlungen in Intercellularräumen eine wesentliche Bedeutung für den pflanzlichen Organismus wohl kaum zuzuschreiben, denn mag die Frage nach der Existenz eines Intercellularplasma beantwortet werden wie sie will, jedenfalls ist dieselbe für den Zusammenhang der Protoplasten eines Pflanzenleibes untereinander irrelevant. Dieser ist gesichert, so lange als feststehend betrachtet werden darf, dass die Wandungsstücke des Zellengerüsts, welche protoplasmahaltige Fächer von

¹ Ber. d. deutschen bot. Ges. III, 217 ff.

² Studien über Protoplasma-Mechanik, 1866, S. 32 ff.

einander scheiden, perforiert sind. Als eine unzweifelhafte Ausschreitung aber darf es bezeichnet werden, wenn SCHAARSCHMIDT¹ an das von ihm beobachtete Vorkommen intercellularer Plasmasubstanzen die weitere Meinung anschliesst, dass die in den Intercellularhöhlungen vorkommenden Plasmamassen sich zu selbständigen Zellen umgestalten können dadurch, dass sie eine Zellhaut ausscheiden, dass sich an ihren Umfang durch die Abrundung der Zellenwände, ebenso wie ursprünglich, sekundäre Intercellularräume bilden können, u. s. w. Man mag ja vollkommen der Überzeugung sein, dass das seitflerige Zellenschema durch die hier besprochenen anatomischen Ermittlungen von einer neuen Seite her sich durchbrochen und modifiziert darstellt² — es hat im Lauf der Zeit schon oft genug Umgestaltungen und Abänderungen erfahren müssen —: dass der Unterschied zwischen der Struktur der cellularen und nicht cellularen Pflanzen noch weiter, als es bis jetzt geschehen war, abgeschwächt erscheint; dass der Begriff der Zelle noch mehr als seither ein unbestimmter und relativer geworden ist und in gewissen Fällen überhaupt seine Anwendbarkeit verliert — er teilt dieses Schicksal mit so vielen andern Begriffen, mit welchen Anatomie und Morphologie rechnen müssen. Für die grosse Mehrzahl der Pflanzen und anatomisch-morphologischen Komplexe erscheint er immer noch, wenn auch noch schwieriger als zuvor umgrenzbar, doch auch in seiner jetzigen Gestalt noch recht wohl fassbar, so lange er vor solchen Vermengungen, wie die oben angezogenen, bewahrt bleibt.

Die Frage nach der Entstehung der die Verbindung der Zellprotoplasten gestattenden Wandperforationen ist von den seitherigen Beobachtern sofort auch ins Auge gefasst worden und kann schon jetzt mit grosser Wahrscheinlichkeit beantwortet werden. Unter den zwei Möglichkeiten — nämlich der, dass die Verbindungen ähnlich wie die spät entstehenden weiten Durchlöcherungen der Blattzellenwände von *Sphagnum* oder der Zwischenwände der Glieder der Gefässe höherer Pflanzen durch nachträgliche Resorption nach vollständiger Ausbildung der Membranen zu stande kommen, oder aber, dass ihre Entstehung mit der Bildung der Wände zusammenfällt und diese gleich als durchlöchert angelegt werden — wird schon von Russow der letzteren gewiss mit Recht der Vorzug gegeben,

¹ a. a. O. (Referat).

² Vielleicht nicht einmal in so hohem Grad, als von Klebs in einem zum Teil das vorliegende Thema bereits behandelnden Referate bot. Ztg. 1884, S. 443 ff. angenommen wird.

und es hat daher diese Anschauung auch seither mehrfache Zustimmung gefunden. Die Annahme, dass die Membranen schon von Anfang an als durchlöchernte, von Protoplasmafäden durchsetzte Platten ausgebildet werden, liegt namentlich vom Standpunkt der heutigen Kenntnisse über die Entstehung der Zellmembranen aus Protoplasmaplatten vollkommen auf der Hand, wird aber überdies von Russow durch positive Beobachtungen gestützt. Er sah die Primordiantüpfel der radialen Wände von Cambiumzellen verschiedener Laub- und Nadelhölzer perforiert und von relativ dicken Protoplasmafäden durchsetzt und fand auch Verbindungsfäden zwischen den Protoplasten der Zellen von Vegetationskegeln in einer Region, in welcher noch mehrfach Teilungen stattfinden. In dem Torus der Schliesshäute alter ausgebildeter Hoftüpfel von *Pinus silvestris* erkannte der genannte Schriftsteller eine zart netzförmige oder gefelderte Zeichnung in welcher er die vernarbten Stellen ehemaliger Perforationen erblickt; die ausgebildeten Schliesshäute sind unzweifelhaft geschlossen, es muss daher, wenn sie ursprünglich perforiert waren, eine Verstopfung ihrer Durchbohrungen durch Zellhautsubstanz erfolgen. Die Coniferensiebröhren haben bekanntlich nur an den Radialwänden Siebtüpfel: da nun die Zellen der Cambiumregion durch tangentielle Wände geteilt werden und die Primordiantüpfel in einfacher Längsreihe angeordnet sind, so werden die letzteren bei jedesmaliger Teilung halbiert werden. Da nun weiter vor jeder Teilung die Radialwände sich auf das Doppelte ihrer Ausdehnung vergrössern und damit auch die Primordiantüpfel und die feinen Perforationen ihrer Schliesshäute in gleichem Mass anwachsen, so ist es sehr leicht sich vorzustellen, dass, damit die Zahl der Perforationen sich gleich bleibt, nach jedesmaliger Teilung eine Verdoppelung derselben in der Weise stattfindet, „dass die die Löcher durchsetzenden Protoplasmafäden sich spalten und dass in den Spalt zwischen den Fäden Cellulosesubstanz ausgeschieden wird“. Beim Übergang der jugendlichen Elemente in den Dauerzustand werden die Tüpfel und ihre Perforationen weiter vergrössert und die Perforationen wiederholt geteilt, daher die Schliesshäute der ausgebildeten Tüpfel zahlreichere Perforationen aufweisen, als die Primordiantüpfel der Cambiumzellen. Diese Anschauungen (welche sich auf ein dem hier zunächst besprochenen Gegenstand jedenfalls eng verwandtes Objekt beziehen) werden von Russow auf die Perforationen der Siebplatten überhaupt, für welche seither Entstehung durch nachträgliche Resorption angenommen wurde, übertragen.

Man wird solchen Annahmen, was die plasmatischen Verbindungen zwischen Zellen betrifft, unbedenklich beipflichten dürfen, jedoch mit einer kleinen Reserve bezüglich eines damit in Verbindung gebrachten Nebenpunktes. Verschiedenen der im Vorausgegangenen genannten Beobachter fiel die morphologische Ähnlichkeit auf, welche die Bündel der die Schliesshäute von Poren durchsetzenden Protoplasmafäden mit den tonnenförmigen Gruppen achromatischer (dem Zellenprotoplasma angehöriger) Verbindungsfäden darbieten, die bei Kernteilungen zwischen den beiden auseinanderweichenden Teilkernen aufzutreten pflegen, beziehungsweise auch mit den Protoplasmafäden, welche nach der Konstituierung der freien Endospermerkerne im wandständigen Beleg von Angiospermen-Keimsäcken von diesen Kernen nach allen Seiten ausstrahlen. Es liegt der auf jene Ähnlichkeit gegründete Gedanke sicherlich nahe, dass die Verbindungsfäden der Zellenprotoplasten wesentlich identisch mit den Fäden der Kernteilungsfiguren seien, welche bei Bildung der Scheidewand nicht durchschnitten würden, sondern zwischen welchen sich die Scheidewand in Form einer durchlöcherten Platte ausbildete. Derartige Vorstellungen sind möglich, wenn auch ihr wirkliches Zutreffen erst darzuthun wäre, für solche Fälle, wo Trennungswände zwischen Zellen in ihrer ganzen Ausdehnung durchlöchert sind; auf die überwiegend häufigen Fälle, wo es sich um siebplattenartige Struktur einer Mehrzahl von Porenschliesshäuten, auf den verschiedenen Wänden einer Zelle handelt, können sie dagegen, wenn überhaupt, nur mit Hinzunahme weiterer Hilfhypothesen ausgedehnt werden, deren Konstruktion hier wird unterbleiben können.

Es wird den künftigen Forschungen vorbehalten bleiben zu ermitteln, ob etwa mit Beschränkungen, und mit welchen, der von RUSSOW, GARDINER u. A. auf die ermittelten Thatsachen gegründete Satz seine Berechtigung behalten wird, dass das lebende Protoplasma sämtlicher Zellen einer zusammengesetzten Pflanze ein einheitliches Ganzes bildet, die vielzellige Pflanze sich von der einzelligen wesentlich dadurch unterscheidet, dass in jener das Protoplasma von mehr oder weniger zahlreichen, sieb- oder gitterartig durchbrochenen Platten durchsetzt wird, während bei dieser das Protoplasma ungekammert bleibt. Und ebenso bleibt abzuwarten, wie sich in Zukunft von dem gewonnenen erhöhten Standpunkt aus die Auffassungen der Wachstums- und Lebensvorgänge werden gestalten müssen. Vorläufig kann es sich in dieser Hinsicht nur um eine Reihe allgemeiner Gesichtspunkte handeln. Der Thätigkeit der

einzelnen Zelle bleibt unter allen Umständen ein weiter Spielraum erhalten; sie bleibt, wie morphologisch, so auch in physiologischer Hinsicht immer noch ein relativ abgesonderter, in vielen Fällen individuellen Verrichtungen dienender Teil eines grösseren Ganzen. Die seitherigen Anschauungen von dem mechanischen Verhalten der einzelnen Zellen, insbesondere ihren Turgorverhältnissen, brauchen infolge des Zusammenhangs ihrer Protoplasten keine Modifikation zu erfahren, so lange die Fortsätze, welche diesen Zusammenhang vermitteln, als solid zu denken sind, da der Turgor durch das Protoplasma (speziell seine Hautschicht) bedingt ist und dieses unter der genannten Voraussetzung einen geschlossenen Sack darstellt¹. Dagegen ist schon von mehr als einer Seite darauf hingewiesen worden, dass die Fortleitung der „dynamischen“ Reize durch das Bestehen protoplasmatischer Verbindungen dem Verständnis näher gerückt wird. Der von einigen Forschern geäusserten Hypothese, dass ganz speziell den Siebröhren eine hierauf gerichtete, der der Nerven des Tierkörpers vergleichbare Funktion zukomme, bedarf es hiernach schon an sich nicht, und zudem wird gerade für diese anatomischen Gebilde eine solche Leitungsthätigkeit unwahrscheinlich, wenn man die Beschaffenheit ihres Inhalts in Betracht zieht. Im übrigen ist nach dem Stand der gegenwärtigen Kenntnisse² als höchst wahrscheinlich zu betrachten, dass die Fortleitung der Reize in verschiedenen Fällen nicht auf denselben Wegen vollzogen wird. Für einen Teil der Fälle, wie die Reizfortpflanzung in den Ranken, reizbaren Staubfäden, *Drosera*-Drüsenhaaren, oder innerhalb eines Blattgelenkes einer sensitiven Pflanze kann es wenigstens als plausibel angesehen werden, dass die intercellularen Protoplasmaverbindungen die Leitungsbahnen darstellen. Diese zarten Stränge wären also, wofern überhaupt ein Teil der Pflanzen funktionell mit den tierischen Nerven verglichen werden darf, derjenige, welcher am ehesten in dieser Richtung herangezogen werden könnte. Andererseits müssen Fortleitungen von Reizen auf grössere Strecken (von einem gereizten Blatt oder Gelenk zum andern) auf anderem Weg zu stande kommen sowohl nach Massgabe der Erfahrungen bei lokaler Chloroformierung als angesichts der Thatsache, dass bei diesen Reizleitungen eine in den Gefässbündeln schnell fortgepflanzte Wasserbewegung das Wirksame

¹ Gardiner, a. a. O. S. 87.

² Pfeffer, zur Kenntnis der Kontaktreize, 1886, S. 526 ff.; ders., über Aufnahme von Anilinfarbstoffen in lebendige Zellen, 1886, S. 314.

ist. Ferner müssen manche Vorgänge der Stoffwanderung, speziell die Bewegung gelöster Körper von einer Zelle zur andern vielfach anders als seither vorgestellt werden, seitdem für sie noch andere Wege als die der Diosmose offen stehen. Es mag in dieser Richtung bedeutsam sein, dass gerade bei vielen harten, mit dicken und anscheinend schwer permeablen Zellwänden versehenen Endospermkörpern, in welchen eine eminent lebhafte Stoffbewegung zur Zeit der Keimung Platz greifen muss, intercellulare Verbindungen in besonders reicher Entwicklung nachgewiesen worden sind. Es ist erlaubt sich vorzustellen, dass die mannigfachen Wechselwirkungen der Zellen und Organe einer zusammengesetzten Pflanze, infolgederen dieselben in der Lage sind, in zweckmässiger Weise zusammenzuarbeiten, durch gegenseitige Reize bedingt sind, als deren Leitungswege die Protoplasmaverbindungen mindestens in vielen Fällen funktionieren dürften. Noch unentbehrlicher wird aber die Rolle dieser Verbindungen da sein, wo es sich darum handelt, erbliche, an das lebendige Protoplasma gebundene Eigenschaften von Zelle zu Zelle zu übertragen. Es kann auch daran erinnert werden, dass in gewissen Fällen — bei der Befruchtung höherer und vielleicht auch mancher niederen Gewächse — aus theoretischen Gründen ein Übertritt nicht gelöster Substanzen von einer Zelle zur andern gefordert erscheint, ohne dass die anatomische Beobachtung einen für solche offenen Weg hat nachweisen können. Die Möglichkeit, dass gleichwohl ein solcher Weg besteht, wird offenbar durch den Nachweis wirklicher Perforationen der Trennungswände aneinanderstossender Zellen in geschlossenen Geweben ganz besonders nahe gelegt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg](#)

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [43](#)

Autor(en)/Author(s): Hegelmaier Fr.

Artikel/Article: [Über einige neuere Errungenschaften der Phytotomie. 290-306](#)